3. Feeding experiments showed that *lme/lme*-lethals are able to assimilate carbonhydrate (saccharose) for the synthesis of the amino acid α-alanine. However, in contrast to the +/+-controls, they cannot make use of protein (casein). Experiments in vitro with intestine-homogenate confirmed that a much reduced activity of proteolytic enzymes is responsible for the disturbances of protein metabolism found in this mutant.

LITERATURVERZEICHNIS

Baldwin, E. 1952. *Dynamic aspects of biochemistry*. Cambridge.

Chen, P. S. und E. Hadorn. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Hämolymphe von Drosophila, Ephestia und Corethra*. Rev. suisse Zool. 61: 437.

Hadorn, E. 1955. *Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung*. Stuttgart.

— und W. Schmid. 1947. Drosophila Information Service 21: 68.

— und E. Stumm-Zollinger. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506.

Schmid, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal-meander) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 83: 220.

Stumm-Zollinger, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtypus und der Mutante „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 86: 126.

N° 26. **J. Kälin,** Freiburg (Schweiz). — Zur Stammesgeschichte der *Crocodilia*.

Die Phylogenese der Crocodilia umfasst eine Reihe paralleler und divergenter evolutiver „Trends", deren Eigenart und phyle-

tische Zusammenhänge nur in geringem Masse bekannt geworden sind. Zwar wurde durch die Unterscheidung der *Mesosuchia* und der *Eusuchia* im Sinne von HUXLEY (1875) ein Kombinat von Merkmalen erfasst, dem eine hohe phyletische Valenz zukommt und das im Sinne einer Allgemeinanpassung deutbar ist. [1] Aber durch die Gegenüberstellung von *Longirostres* und *Brevirostres* (ZITTEL, 1890) wurde ein ausgesprochenes Spezialisationsmerkmal (die Schnauzenlänge) taxonomisch überwertet und damit Deutungen Vorschub geleistet, die den vergleichend-morphologischen Tatsachen nicht mehr standhalten. So hat NOPCSA (1928) die „longirostral group" und die „brevirostral group" (trotz des Fortschrittes, den sein System gegenüber jenem früherer Autoren zeigt) als phyletische Einheiten behandelt und dabei die *Gavialidae* (= *Gavialinae* Nopcsa) aus den *Thoracosaurinae* abgeleitet, während MOOK (1928) die Gavialiden an die unmittelbare Vorstufe der Familie *Crocodilidae* anschliesst.

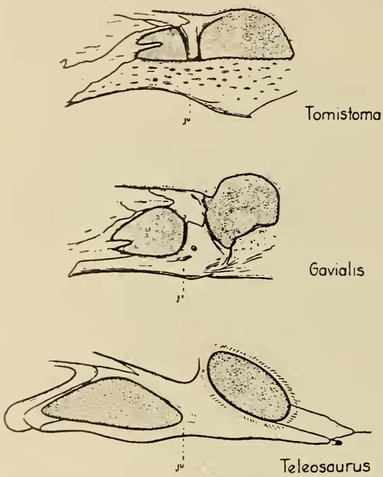


FIG. 1.

Region der Columna postorbitalis je eines Vertreters der Teleosauriden, Gavialiden und Tomistominen. ju = Jugale (links die Fenestra infratemporalis, rechts die Orbita).

Für eine optimale evolutive Deutung ist es auch hier notwendig, die typophaenen, d. h. die im morphologischen Typus (KÄLIN 1945)

[1] Durch den in verschiedenen parallelen Evolutionslinien der Crocodilia nachweisbaren gemeinsamen „Trend" der fortschreitenden Ausdehnung des Gaumendaches wie der Verlagerung der Choanen nach hinten wird nämlich eine Verschiebung der Kreuzungsstelle von Atemweg und Nahrungsweg in gleicher Richtung bedingt, welche die Kontinuität der Atembewegungen bei geöffneter Schnauze in Kombination mit relativ grösserer Ausdehnung des offenen Mundhöhlenraumes ermöglicht. In diesem evolutiven Zusammenhang, d.h. allgemein mit dem Übergang in die eusuchide Konfiguration des Schädels, ist die procoele Gestalt der Wirbelkörper verwirklicht worden. Mit Ausnahme der Unterordnungen der *Protosuchia* (*Protosuchidae* und *Notochampsidae*) und der *Sebecosuchia* (*Sebecidae* und *Baurusuchidae*) sind alle bis heute bekannten Crocodilier in die *Mesosuchia* und die *Eusuchia* eingestuft.

verankerten Merkmalskombinate der einzelnen Gruppen (insbesondere der Familien) soweit als möglich herauszustellen und zu vergleichen, wobei die erst seit wenigen Jahren (COLBERT E. H. und MOOK Ch. C., 1951) genauer bekannt gewordene Familie der *Protosuchidae* aus der Trias von Arizona eine besondere Rolle spielt.

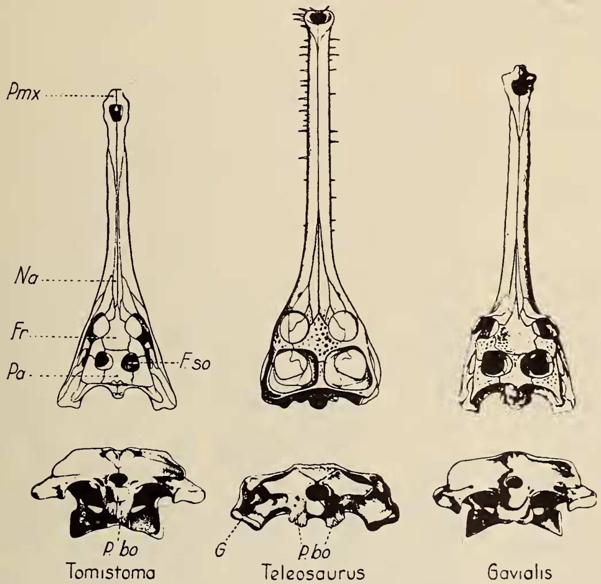


FIG. 2.

Schädel je eines Vertreters der Teleosauriden, Gavialiden und Tomistominen von dorsal und von hinten. Fr. = Frontale; F.so. = Fenestra supratemporalis; Na = Nasale; Pmx = Praemaxillare; P.bo. = Processus basioccipitalis; G = Gelenkfläche des Quadrato-Articular-Gelenkes.

Die Unmöglichkeit eines direkten evolutiven Zusammenhanges der Gavialiden und Tomistominen einschliesslich den *Thoracosaurinae* NOPCSA's ergibt sich aus einer ganzen Reihe von morphologischen Sonderheiten, welche primäre Zusammenhänge der Gavialiden mit den Teleosauriden anzudeuten scheinen und dem Typus der Tomistominen widersprechen. Wie Figur 1 und Figur 2 zeigen, gehören dahin der dorsale Ansatz der Columna postorbitalis auf dem Jugale, die Form des letzteren (mit mehr oder weniger isodiametrischem Querschnitt der mittleren Zone), die Beteiligung des Frontale an der Fenestra supratemporalis, die Distanz zwischen

Praemaxillare und Nasale, die medioventrade Neigung der Gelenkachsen am Quadrato-Articular-Gelenk. In Figur 3 sind die wichtigsten Merkmalskategorien mit den Familien der *Crocodilia* zusammengestellt. Soweit die Merkmalsprägungen im Typus der einzelnen Familien auch für die Ordnung der *Crocodilia* als typo-

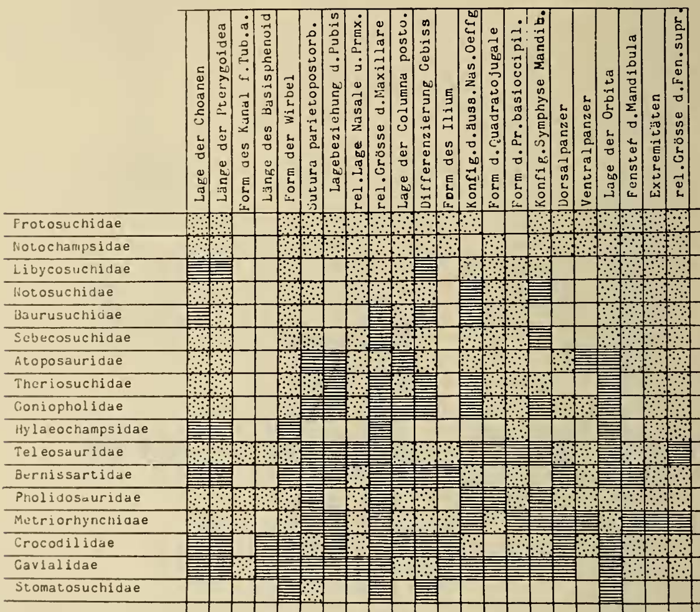


Fig. 3.

Die Verteilung von typophaenen und atypophaenen Merkmalen der Crocodilia innerhalb der einzelnen Familien-Typen. Strichelung bedeutet atypophaenes, Punktierung typophaenes Verhalten in Bezug auf den Ordnungs-Typus.

phaen auzusehen und in diesem Sinne ursprünglich sind, wurden die entsprechenden Felder durch Punktierung hervorgehoben. Horizontale Strichelung deutet einen im Hinblick auf den Ordnungs-Typus atypophaenen (abgeleiteten) Zustand an. Soweit eine begründete Ansicht über die Merkmalsprägung in einem Familien-Typus nicht gewonnen werden konnte, ist das betreffende Feld leer gelassen.

Von den für die *Protosuchidae* und die ganze Ordnung der *Crocodilia* als typophaen anzusehenden Merkmalen seien als besonders bedeutsam hervorgehoben:

Choanen durch Pterygoidea und Palatina gebildet
Pterygoidea kurz
Wirbel nicht procoel
Sutura parietopostorbitalis an der Oberfläche des Schädels vorhanden
Pubis am Acetabulum beteiligt
Nasalia gross, mit Praemaxillaria in Berührung, Schnauze kurz
Maxillaria nur wenig grösser als Praemaxillaria
Columna postorbitalis an der Oberfläche des Schädels
Starker Processus anterior am Ilium
Nasenöffnungen nach der Seite geneigt; paarig
Quadratojugale ohne Spina
Processus basioccipitalis ohne Verbreiterung nach unten
Splenialia nicht an der Symphyse beteiligt
Dorsalpanzer aus zwei Längsreihen gebildet, ohne abgegliederten Nackenschild
Bauchpanzer vorhanden
Mandibula mit Fenster an der Aussenseite
Elemente der vorderen Extremitäten nicht abgeplattet, mit verlängerten proximalen Elementen (Synradiale und Ulnare), ohne flossenförmige Spezialisierung.

Eine anatomische Reihe führt vom typophaenen Zustand der *Crocodilia* in der Beckenregion von *Protosuchus richardsoni (Broom)* bis zum atypophaenen Verhalten der rezenten Crocodiliden über verschiedene Zwischenstufen bei Teleosauriden und Metriorhynchiden. Durch diese Formenreihe der Beckenkonstruktion wird die Deutung des anteroventralen Elementes als „Epipubis" endgültig widerlegt.

Als einzige in die untere Kreide zurückreichende Gruppe der *Eusuchia* galt bisher die nur durch ein Schädelfragment von *Hylaeochampsa* Owen belegte Familie der *Hylaeochampsidae.* Sie gehört wohl (wie vor allem die sonderheitliche Gestaltung des Gaumendaches zeigt) einer stark spezialisierten Seitenlinie der *Eusuchia* an. In diesem Zusammenhang ist nun eine Form aus der unteren Kreide (Wealden) von Belgien bedeutsam geworden,

die DOLLO (1883) in einer vorläufigen Mitteilung nur ungenügend beschrieben hatte. Es handelt sich um *Bernissartia*, welche von MOOK (1934) ebenso wie von NOPCSA (1928) zu den *Goniopholidae* gestellt wird. Das Institut Royal des Sciences Naturelles in Brüssel hat mir den sehr gut erhaltenen Originalfund zur monographischen Bearbeitung zur Verfügung gestellt. Die bisherige Untersuchung hat bereits ergeben, dass wir es hier mit einem Eusuchier zu tun

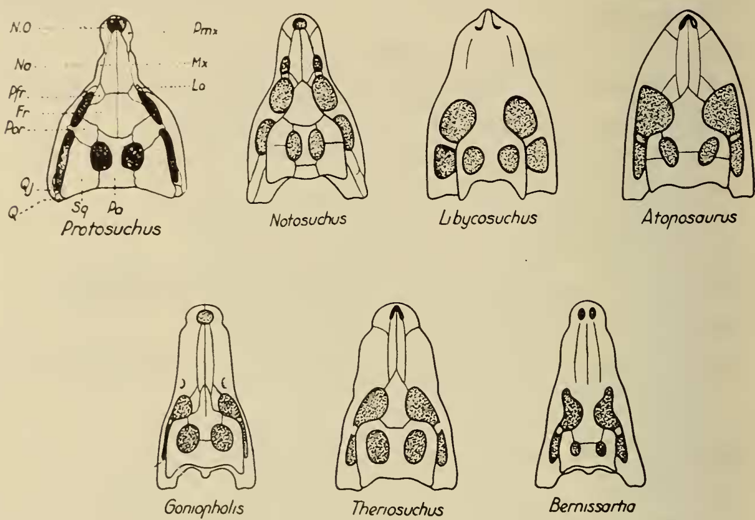


FIG. 4.

Die Schädelformen der brevirostralen und mesorostralen Crocodilier-Familien des Mesozoikum. Obere Reihe: Vertreter der *Protosuchidae*, *Notosuchidae*, *Libycosuchidae* und *Atoposauridae*. Untere Reihe: Vertreter der *Goniopholidae*, *Theriosuchidae* und *Bernissartidae*.

haben, der eine Vorläufergruppe der *Crocodilidae* repräsentiert. Die Unterschiede sind derart gering, dass später vielleicht die Einstufung als Subfamilie der Crocodiliden gerechtfertigt sein wird. (Die wichtigsten Unterschiede gegenüber dem letzteren sind: das Fehlen des Fensters an der Aussenseite des Unterkiefers, die ausserordentliche Breite der Scapula, die grosse anteroposteriore Ausdehnung der Dornfortsätze in der vorderen Region der Schwanzwirbelsäule und die eigentümliche Ausbuchtung am Vorderrande der Orbita.)

Die Verhältnisse des Schädels der *Crocodilia* erlauben vier verschiedene Formtypen der Schnauze zu unterscheiden.

1. Brevirostraler Typus: Schnauze kürzer als orbito-postorbitale Region, relativ hoch, mit meist paarigen Nasenöffnungen.
2. Mesorostraler Typus: Schnauze länger oder gleich lang wie orbito-postorbitale Region, relativ abgeflacht und breit, mit 2 Varianten:
   a) Alligatoroider Typus: ohne horizontale Festonierung;
   b) Crocodiloider Typus: mit horizontaler Festonierung.

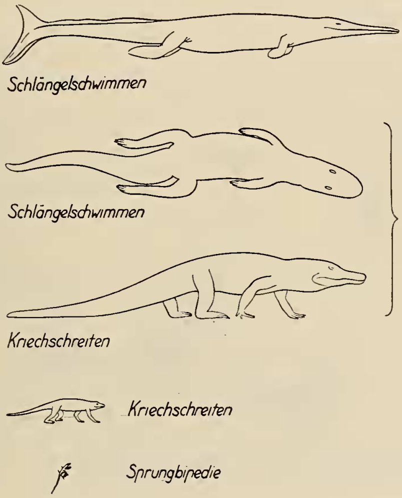


FIG. 5.
Die Lokomotionstypen der procrocodiliden Sphenosuchier und der Crocodilia. (In Berücksichtigung mittlerer Dimensionen der Adultformen in natürlichen Proportionen dargestellt.)

3. Longirostraler Typus: Schnauze mindestens zwei mal so lang wie orbito-postorbitale Region, mit zwei Varianten:
   a) Fangrechen-Typus;
   b) Pelikan-Typus.
4. Therapsidiomorpher Typus: mit hoher, « mesorostraler » Schnauze, und stark nach unten über den Unterkiefer vorragenden „Pseudocanini".

Figur 4 zeigt die Schädelformen der mesozoischen Familien mit brevirostralem und mit mesorostralem Schnauzentypus. Dem

typophaenen Zustand der *Protosuchidae* (mit kleiner kurzer Schnauze und oberflächlich gelegener Columna postorbitalis) steht wohl der Typus der *Notosuchidae* am nächsten. Die Schnauze ist auch hier noch klein und die Columna postorbitalis ganz an der Oberfläche gelegen. Stärker spezialisiert sind die *Atoposauridae*

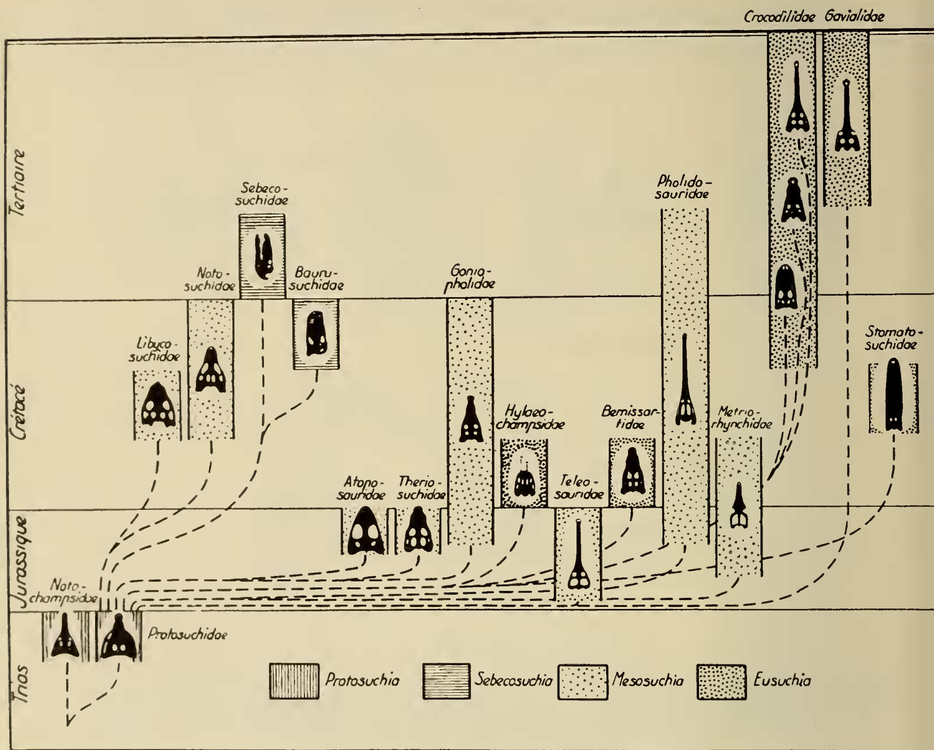


FIG. 6.
Schema der phyletischen Beziehungen zwischen den Familien der Crocodilia.

und die *Libycosuchidae*. Die zu den Mesosuchiern gehörenden mesorostralen Gruppen (*Theriosuchidae* und *Goniopholidae*) ebenso wie die *Bernissartidae* unter den Eusuchiern entsprechen dem crocodiloiden Schnauzentypus.

Der Pelikan-Typus ist nur bei der Gattung *Stomatosuchus* Stromer aus dem Cénomanien (obere Kreide) von Libyen verwirklicht. Er zeigt eine enorm verlängerte Schnauze mit parallelen Rändern, schwachen Zähnen im Oberkiefer und völliger Zahnlosigkeit im Unterkiefer. Der vermutlich biegsame Unterkiefer von

ca. zwei Meter Länge trug höchst wahrscheinlich an der Unterseite eine als Schöpfapparat dienende mächtige Hauttasche. Eine Sonderform der mesorostralen Gruppe liegt vor in der Differenzierung von Gebiss und Schnauze beim „Schalenknacker-Typus" von *Allognathosuchus polyodon* Cope.

Der Fangrechentypus ist in den mesosuchiden Familien der *Teleosauridae* und *Pholidosauridae* sowie in den recenten Familien der *Gavialidae* und *Crocodilidae* in parallelen Linien evoluiert worden. In den Crocodiliden sind die Subfamilien der *Crocodilinae* und *Tomistominae* durch eine anatomische Reihe verbunden, deren Spannweite vom crocodiloiden Typus der mesorostralen Gruppe bis zum extremen Bild des Fangrechen-Typus bei den Tomistominen reicht. Der Fangrechen-Typus ist verbunden mit einer Verkürzung der Extremitäten relativ zur Rumpflänge und einer relativen Verkleinerung des Schädels.

Innerhalb der Subfamilie der *Alligatorinae* geht die anatomische Reihe aus von der extrem kurzschnauzigen Gestalt bei *Arambourgia*, welche ich aus dem Oligocaen von Catalonien beschrieben habe (Kälin, 1939), zu der bis heute längsten Schnauzenform bei *Orthogenysuchus* aus dem Eocaen von Wyoming.

Auch innerhalb der *Gavialidae* beginnt die anatomische Formenreihe der Schnauze mit einer mesorostralen Art: *Gavialis breviceps* Pilgrim aus dem unteren Miocaen der Bugti-Hills.

Die *Metriorhynchidae* sind zwar schmalschnauzig, aber dennoch mesorostral und durch eine extreme Vergrösserung der oberen Schläfengruben gekennzeichnet, welche mit der enormen Ausbildung des Musculus pterygoideus zusammenhängt. Dazu gesellt sich die extreme Umbildung der Extremitäten zu Ruder- und Steuerorganen in Kombination mit einer hypobatischen Schwanzflosse ähnlich jener bei den Ichthyosauriern.

Wie schon früher nachgewiesen wurde (Kälin 1944), zeigen die recenten *Crocodilia* den Lokomotionstypus des Kriechschreitens, der, wie inzwischen die Beschreibung von *Protosuchus* gezeigt hat, bei diesem noch viel ausgesprochener ist. Das zeigt vor allem die relative Länge der Extremitäten und die Konfiguration des Tarsus mit dem starken Tuber des „Calcaneus" (Synfibulare). Im Übergang von der wahrscheinlichen Vorläufergruppe der Sphenosuchier bis zu den *Metriorhynchidae* lassen sich folgende Anpassungsstufen nachweisen (fig. 5).

1. Ausgangsstufe der procrocodiloiden Sphenosuchier: Bipedie (wahrscheinlich arboricole Sprungbipedie).
2. Protosuchidae: Kriechschreiten.
3. Meiste Crocodilier: Kriechschreiten kombiniert mit Schlängelschwimmen.
4. Metriorhynchidae: Spezialisiertes Schlängelschwimmen mit hypobatischer Schwanzflosse.

In Figur 6 sind die aus dem methodischen Vergleich der heute vorliegenden Sachverhalte sich ergebenden phyletischen Deutungen dargestellt. Der Abstand der einzelnen Familien vom linken Bildrand entspricht annähernd dem Ausmass der evolutiven Änderungen gegenüber dem morphologischen Typus der Protosuchia.

WICHTIGSTE LITERATUR

Kälin, J. 1944. *Über die Lokomotion der Crocodiliden.* Rev. suisse Zool. T. 51, No. 18.

— 1945. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen.* Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. Vol. VII.

— *Crocodiles*, in: Traité de Paléontologie, publié sous la direction de Jean Piveteau, T. V. (paraîtra au courant de 1955). Masson & Cie, Paris.

Nopcsa, F. 1928. *Paleontological Notes on Reptilia.* 7. Classification of the Crocodilia. Geol. Hung. Ser. Pal. I.

Mook, C. C. 1934. *The Evolution and Classification of the Crocodilia.* Journ. Geol. T. 42.